Труды Зоологического института РАН
Том 313, № 3, 2009, с. 319–328

УДК 576.89

ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПАРАЗИТОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Е.П. Иешко[1]*, С.В. Бугмырин[1], В.С. Аниканова[1] и Ю.Л. Павлов[2]

[1]*Учреждение Российской академии наук Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия; e-mail: ieshko@krc.karelia.ru*

[2]*Учреждение Российской академии наук Институт прикладных математических исследований Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия.*

РЕЗЮМЕ

Исследованы особенности распределения численности цестод *Ditestolepis diaphana* (Colodkowsky 1906) и нематод *Heligmosomum mixtum* (Schulz 1952), паразитирующих в популяциях обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. 1758 и рыжей полевки *Myodes glareolus* (Schreber 1780) соответственно. Показано, что численность паразитов в большинстве случаев моделируется негативно-биномиальным распределением (НБР). Выявленные закономерности позволяют судить об устойчивом характере взаимоотношений в системе «паразит–хозяин». Предпринята попытка интерпретации параметров НБР, характеризующих особенности варьирования средней численности и дисперсии численности паразитов, связанные, по-видимому, с различиями в восприимчивости хозяев.

Ключевые слова: паразиты, численность, мелкие млекопитающие, негативное биномиальное распределение

PATTERNS IN THE DYNAMICS AND DISTRIBUTION OF PARASITE ABUNDANCE IN SMALL MAMMALS

E.P. Ieshko[1]*, S.V. Bugmyrin[1], V.S. Anikanova[1] and Ju.L. Pavlov[2]

[1]*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science, Petrozavodsk, Russia; e-mail: ieshko@krc.karelia.ru*

[2]*Institute of Applied Mathematical Research, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science, Petrozavodsk; Russia.*

ABSTRACT

Abundance distribution patterns of the cestode *Ditestolepis diaphana* (Colodkowsky, 1906) in the common shrew *Sorex araneus* L., 1758 and the nematode *Heligmosomum mixtum* (Schulz, 1952) in the bank vole *Myodes glareolus* (Schreber 1780) populations were investigated. We prove that in most cases parasite abundances are modeled by negative binomial distribution (NBD). The patterns revealed for the parasite species studied evidence relations in the host–parasite system to be quite steady. An attempt was made to interpret NBD parameters describing variations of mean abundance and variance of the parasite abundances, which are apparently due to differences in host susceptibility.

Key words: parasite, abundance, small mammals, negative binomial distribution

*Автор-корреспондент / Corresponding author.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время традиционно считается, что заражение паразитами имеет агрегированный характер, а негативно-биномиальное распределение (НБР) – его наиболее адекватная модель (Crofton 1971a, b; Бреев 1972; Anderson and May 1978; Haukisalmi 1986; Behnke et al. 1999; Ribas and Casanova 2005; Stear et al. 2007; Brunner and Ostfeld 2008). Механизмы, формирующие перерассеянное (агрегированное) распределение паразитов, весьма разнообразны, но ведущим можно назвать различия в восприимчивости хозяев к заражению, или вариабельность дозы заражения (Anderson et al. 1978). Указанный тип распределения паразита характеризуется тем, что большая часть хозяев в популяции инвазирована слабо, лишь единичные особи заражены значительно. Если принять за x случайную величину, равную числу паразитов на конкретном хозяине, то отрицательное биномиальное распределение имеет следующий вид:

$$\mathbf{P}\{\mathsf{x} = i\} = C^{i}_{i+k-1} p^{k} (1-p)^{i},$$

где **P** обозначает вероятность того, что $\mathsf{x} = i$; C – число сочетаний из i+k–1 по i; $i = 0, 1, 2, ...$; k, p – параметры НБР ($0 < p < 1,\ k > 0$).

На основании анализа встречаемости различных видов паразитов нами (Павлов и Иешко 1986) была построена математическая модель паразито-хозяинных отношений, опирающаяся на НБР, которое определяется двумя параметрами – *p* и *k*. Параметр *k* наиболее широко обсуждается в современной паразитологической науке как обратный показатель агрегированности: иными словами, чем меньше *k*, тем выше агрегированность, и наоборот. При малых значениях *k* в популяции хозяев доминируют особи с высокой устойчивостью к заражению, в силу чего большая часть хозяев слабо заражена, и лишь единичные особи имеют высокие значения интенсивности инвазии. Другой же параметр НБР (*p*) практически не обсуждается. Его значения, характеризующие особенности выживания паразитов, определяются отношением средней к дисперсии численности паразитов (*p* = M/D).

В процессе эволюции паразитарных отношений возникает некое равновесное состояние между популяциями паразита и хозяина, позволяющее паразитарной системе существовать неопределенно долгое время (Контримавичус 1982). Согласно Брадлей (Bradley 1972) одним из основных механизмов такого равновесия является регуляция популяций паразитов, которая осуществляется 1) прямым влиянием факторов внешней среды, 2) смертностью хозяев (естественной и обусловленной воздействием паразитов) и 3) посредством иммунных реакций хозяина, ограничивающих выживаемость и плодовитость паразитов.

Исходя из этих представлений, анализ изменчивости значений интенсивности заражения паразитами в исследуемой популяции хозяев должен строиться не только на анализе средних значений (M), но и на оценке варьирования показателей дисперсии численности паразитов (D), что в какой-то мере отражает результат складывающихся регуляторных отношений в системе «паразит–хозяин». В этом случае параметры распределения численности паразитов (при НБР это – *p* и *k*) могут иметь биологическую интерпретацию, характеризуя тем самым различные аспекты паразито–хозяинных отношений.

В настоящей работе делается попытка оценить некоторые особенности варьирования параметров НБР паразитов мелких млекопитающих.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований послужили сборы паразитов мелких млекопитающих, выполненные в 1994–2006 гг. в окрестностях Гомсельгского научного стационара Института биологии КарНЦ РАН (62°04′N, 33°55′E), расположенного в среднетаежной подзоне Карелии. Основные исследования проводили в июне, июле и августе; дополнительно в отдельные годы материал собирали в мае и октябре.

В качестве объекта изучения выбраны две паразитарные системы: цестода *Ditestolepis diaphana* (Colodkowsky, 1906) – обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* L., 1758 и нематода *Heligmosomum mixtum* (Schulz ,1952) – рыжая полевка *Myodes glareolus* Schreber, 1780. Для анализа основных параметров распределения численности были использованы результаты паразитологических вскрытий 254 экз. обыкновенной бурозубки и 382 экз. рыжей полевки, отловленных в разные годы на трех мониторинговых площадках. Сбор материала проводили методом полного паразитологического вскрытия (Аниканова и др. 2007).

Учитывали общее число паразитов, найденных в кишечнике исследованных зверьков.

Для количественной характеристики зараженности мелких млекопитающих паразитами использовали следующие показатели: P, % – экстенсивность инвазии (встречаемость или процент заражения); M, экз. – индекс обилия (средняя численность паразитов); дисперсия средней численности (D); оценки параметров НБР *k* и *p*. Обработку количественных данных (расчеты P, M, D и *k*) и анализ типа распределения проводили с использованием программы Quantitative Parasitology (QP) (Rozsa et al. 2000). С ее помощью проверялась гипотеза о согласовании эмпирических данных с НБР. Достоверность различий наблюдаемых и теоретических частот распределения принималась при $P \leq 0.05$. Параметр *p* НБР рассчитывался по формуле: $p = M/D$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

D. diaphana – специфичный паразит землероек. Жизненный цикл паразита, кроме дефинитивного хозяина, включает одного промежуточного, роль которого играют жуки *Geotrupes stercorosus, Tachinus pallipes, Silpha obscura, Panorpa communis* (larvae) и *Litobius* sp. (Kisielewska 1961; Vaucher 1971; Jourdane 1975).

Изучение индивидуальных особенностей заражения бурозубок цестодой *D. diaphana* показало, что независимо от типа биотопа и в разные годы распределение численности паразита моделируется НБР. Показатели численности и параметры НБР *k* и *p* представлены в Табл. 1.

В популяции хозяина зараженность отдельных особей может варьировать в широких пределах. При агрегированном распределении значитель-

Таблица 1. Показатели заражения и параметры НБ распределения численности цестоды *Ditestolepis diaphana* в популяции обыкновенной бурозубки.

Table 1. Infection indices and parameters of the negative binomial distribution (NBD) of cestode *Ditestolepis diaphana* numbers in the common shrew population.

Биотоп/Год Biotope/Year	Исследовано экз. Ind. investigated	P, %	M	D	*k*	*p*	НБР (agreement with NBD)
2 / 1997	25	36	10.96	1574.6	0.08	0.01	+
3 / 1997	29	31	3.00	72.4	0.11	0.04	+
1 / 1998	16	25	1.19	12.3	0.12	0.10	+
3 / 1998	21	43	6.52	156.9	0.15	0.04	+
1 / 1999	12	75	25.75	828.0	0.37	0.03	+
2 / 1999	14	50	7.14	263.0	0.19	0.03	+
3 / 1999	14	27	1.07	4.5	0.18	0.24	+
2 / 2001	25	52	3.08	28.6	0.30	0.11	+
3 / 2004	13	38	1.77	9.2	0.25	0.19	+
2 / 2005	23	30	4.52	155.5	0.10	0.03	+
3 / 2005	23	22	1.74	16.7	0.08	0.10	+
2 / 2006	19	63	13.69	590.3	0.26	0.02	+

Обозначения: P – встречаемость, %; M – средняя численность паразитов, экз.; D – дисперсия средней численности; *k* и *p* – оценки параметров НБР.

Designations: P – prevalence, %; M – mean, spm.; D – variance; *k* and *p* – estimations of NBD parameters.

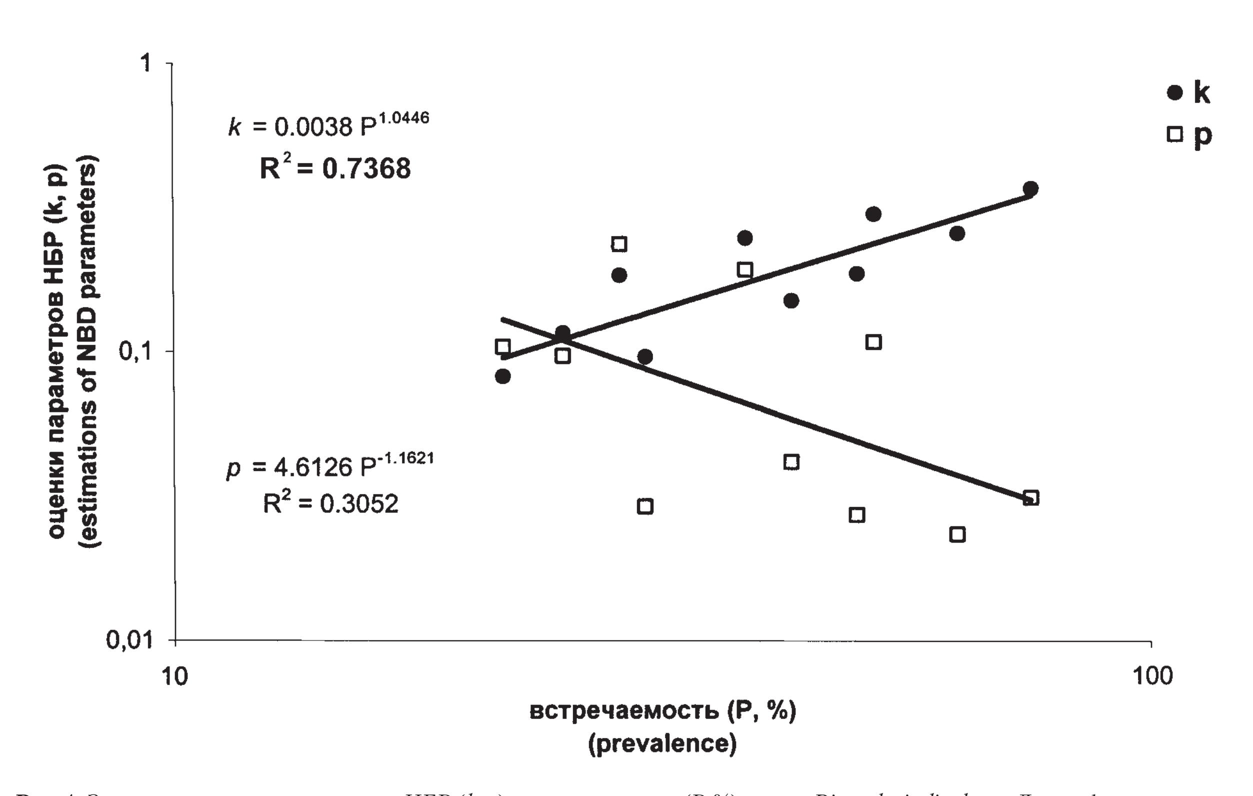


Рис. 1. Зависимость оценок параметров НБР (*k, p*) от встречаемости (P, %) цестод *Ditestolepis diaphana*. Логарифмическая шкала.

Fig. 1. Dependence of the estimations of NBD parameters (k, p) on the prevalence (P, %) of cestode *Ditestolepis diaphana*. Logarithmic scale.

ная часть хозяев имеет слабое заражение, и лишь единичные особи заражены большим числом паразитов. В силу этого зараженность бурозубок в популяции будет определяться параметром *k* НБР, что характеризует соотношение в популяции хозяев особей восприимчивых и не восприимчивых к заражению.

Оценивая изменчивость значений параметра *k* цестод на обследованных биотопах в разные годы, можно отметить его значимую связь с процентом заражения хозяев (Рис. 1). По мере роста экстенсивности инвазии (P) агрегированность заражения зверьков закономерно уменьшалась. На рисунках приведены уравнения степенной регрессии и значения коэффициента детерминации (R^2), достоверность которого определялась при $P \leq 0.05$. Значимые значения коэффициентов детерминации выделены на рисунках жирным шрифтом.

Для *D. diaphana* параметр *p* НБР имеет обратную тенденцию, и с нарастанием встречаемости (P) его значения падают (см. Рис. 1). Если предположить, что его значения определяют приживаемость червей, то из этого следует, что при росте зараженности бурозубок цестодами их приживаемость падает. Значительный разброс значений *p* и невысокое значение R^2 свидетельствуют о об отсутствии достоверной связи этого параметра с зараженностью (P).

Анализ зависимости параметров *p* и *k* НБР от средней численности цестод (M) указывает, что агрегированность при росте средней интенсивности заражения меняется с меньшей скоростью, чем происходит снижение параметра *p* (Рис. 2). Эти особенности, на наш взгляд, связаны с тем, что *k* как показатель, который характеризует реакцию хозяина на заражение, при наблюдаемых значениях индекса обилия играет меньшую роль в регуляции численности паразитов. С другой стороны, обратная связь показателя *p* со средней численностью цестод и высокие значения R^2 уравнения регрессии указывает на достоверное и значимое снижение приживаемости цестод при росте интенсивности инвазии M (Рис. 2).

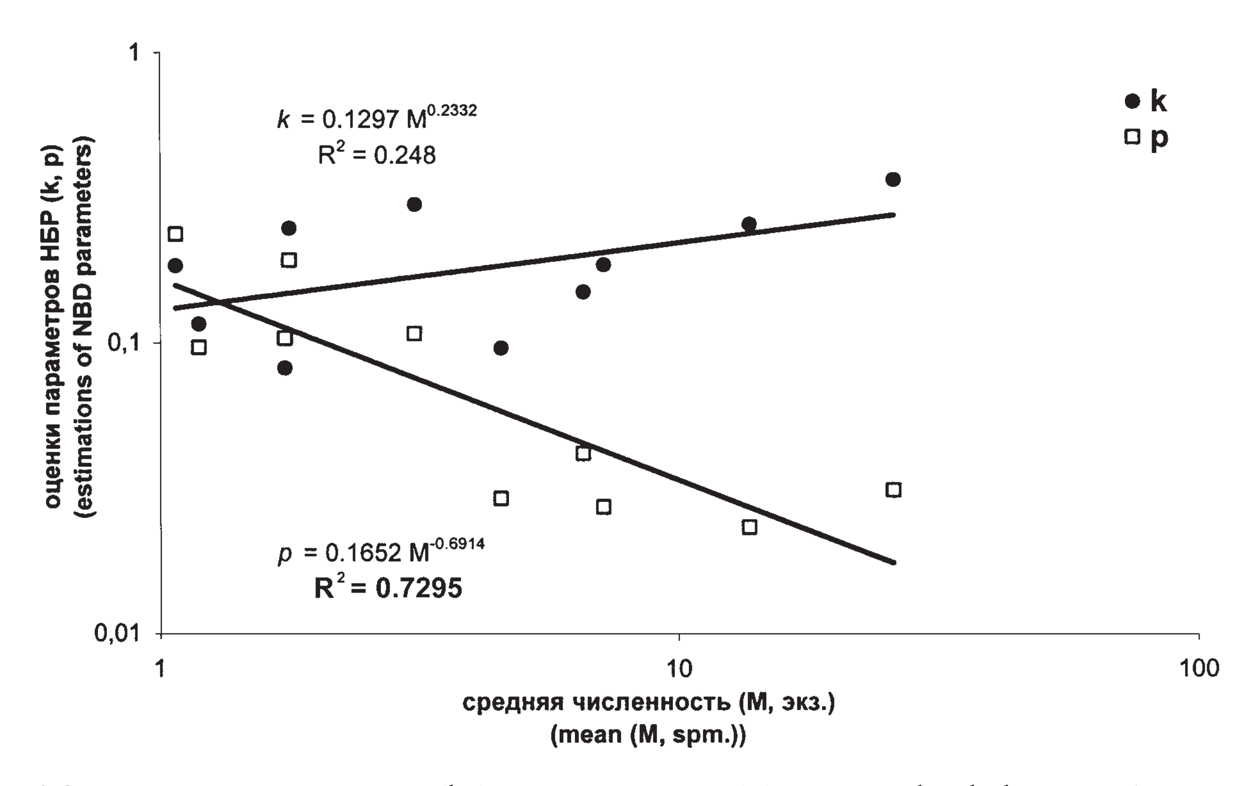


Рис. 2. Зависимость оценок параметров НБР (*k, p*) от средней численности (M) цестод *Ditestolepis diaphana*. Логарифмическая шкала.

Fig. 2. Dependence of the estimations of NBD parameters (*k, p*) on mean abundance (M) of cestode *Ditestolepis diaphana*. Logarithmic scale.

Учитывая тот факт, что распределение цестод в популяции бурозубки независимо от биотопа и года проведения исследований моделируется НБР, можно говорить о наличии закономерной связи между средней численностью и ее дисперсией. Согласно Тэлору (Taylor 1961) дисперсия численности $D = a\,M^b$, где a и b – коэффициенты, определяющие взаимосвязь дисперсии и средней численности в сложившихся условиях взаимодействия популяций паразита и хозяев. Автор предположил, что для устойчивых популяций животных значения экспоненты b близки к 2, а для неустойчивых – к 1. Изучение многолетней динамики численности цестоды *D. diaphana* показало, что данный параметр имеет значение, близкое к 2 ($b = 1.69$), которое свидетельствует об устойчивом характере взаимодействия популяций цестод и бурозубок (Рис. 3).

Жизненный цикл *H. mixtum* до недавнего времени специально не изучался, но по аналогии с представителями того же семейства можно предположить, что это – геогельминт, развитие которого протекает без участия промежуточных хозяев. Доразвитие яиц, вылупление личинок и линька происходят во внешней среде, во влажной почве или лесной подстилке, в хозяина нематоды попадают перорально с пищей или водой. Вид является широко распространенным в Палеарктике паразитом лесных полевок.

Исследования нематод, паразитирующих в рыжей полевке, показали, что встречаемость паразитов невысока, и только один раз была зафиксирована 100%-ная зараженность. При обнаруженной невысокой в целом интенсивности инвазии и встречаемости нематод численность не всегда моделировалась НБР. Только для тех случаев, когда было обнаружено согласование с НБР, нами приведены значения параметров p и k (Табл. 2).

Зависимость агрегированности k от встречаемости (P) нематод *H. mixtum* в популяции полевки описывается сходным уравнением регрессии, что и для цестод, паразитирующих в бурозубках (Рис. 4). Значения показателей степени при P, или угол наклона регрессионных кривых, не имели до-

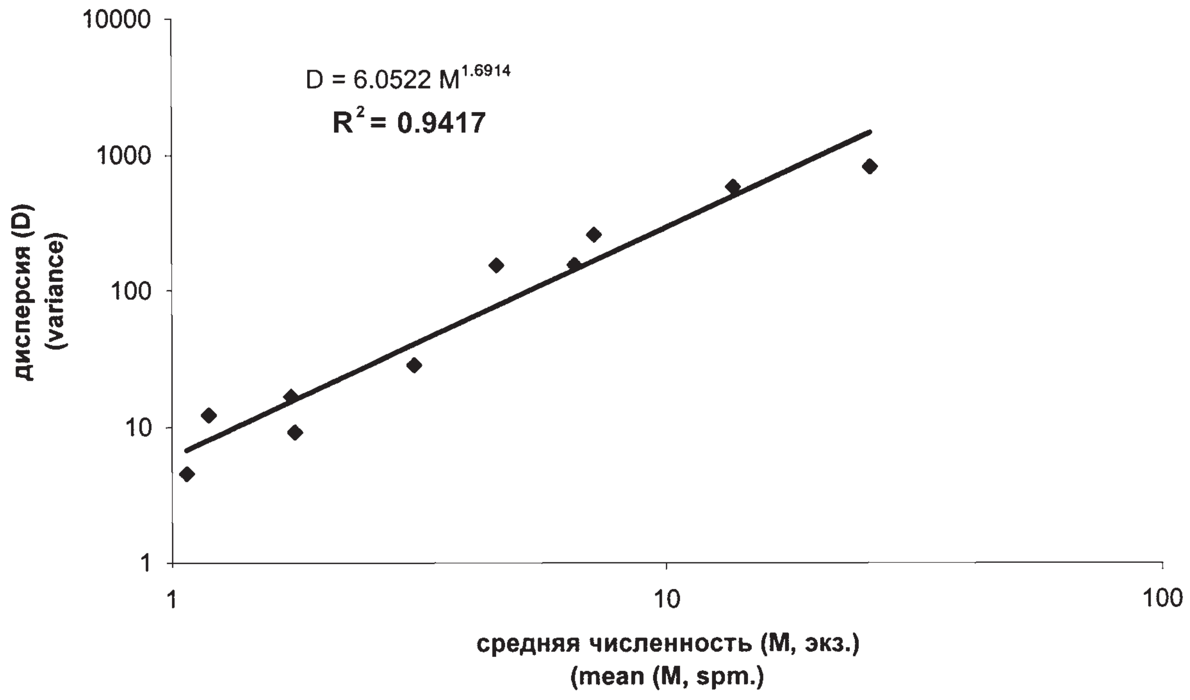


Рис. 3. Зависимость дисперсии (D) от средней численности (M) цестод *Ditestolepis diaphana*. Логарифмическая шкала.
Fig. 3. Dependence of variance (D) on mean abundance (M) of cestode *Ditestolepis diaphana*. Logarithmic scale.

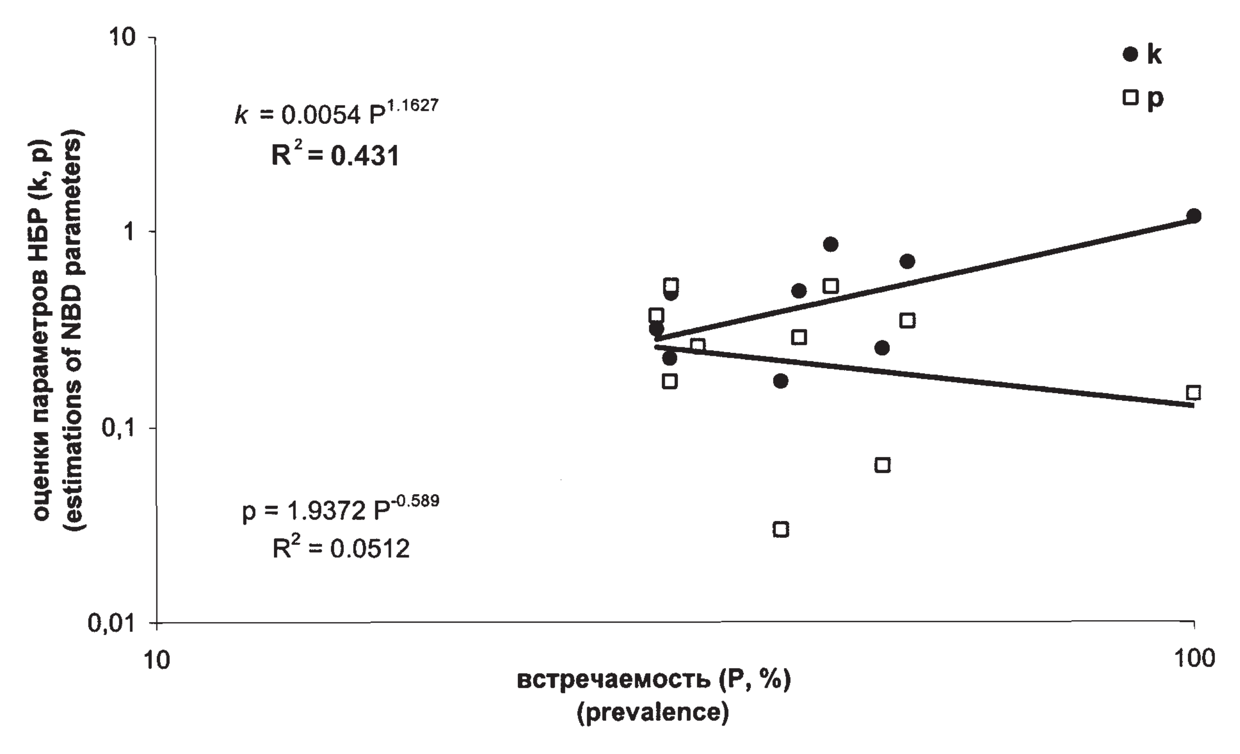


Рис. 4. Зависимость оценок параметров НБР (*k, p*) от встречаемости (P, %) нематод *Heligmosomum mixtum*. Логарифмическая шкала.
Fig. 4. Dependence of the estimations of NBD parameters (*k, p*) on the prevalence (P, %) of nematode *Heligmosomum mixtum*. Logarithmic scale.

Таблица 2. Показатели заражения и параметры НБ распределения численности нематоды *Heligmosomum mixtum* в популяции рыжей полевки.

Table 2. Infection indices and parameters of the NBD of nematode *Heligmosomum mixtum* numbers in the bank vole population.

Биотоп/Год Biotope/Year)	Исследовано, экз. Ind. investigated	P, %	M	D	*k*	*p*	НБР (agreement with NBD)
1 / 94	16	31	0.87	5.0	0.23	0.17	+
3 / 95	7	100	3.43	22.9	1.19	0.15	+
2 / 96	19	42	0.79	1.2			нет (no)
2 / 97	19	42	0.58	0.7			нет (no)
1 / 98	17	53	1.41	4.0	0.70	0.35	+
2 / 98	40	40	2.47	82.4	0.17	0.03	+
1 / 99	28	46	0.86	1.3			нет (no)
2 / 99	12	42	0.83	2.9	0.50	0.29	+
3 / 99	54	20	0.32	0.5			нет (no)
2 / 00	12	42	0.83	2.9	0.50	0.29	+
2 / 01	20	25	0.50	1.0			нет (no)
2 / 02	23	30	0.70	1.9	0.32	0.37	+
2 / 03	47	45	0.85	1.6	0.86	0.53	+
3 / 03	35	31	0.60	1.1	0.49	0.53	+
2 / 04	10	50	3.2	50.1	0.26	0.06	+
2 / 05	12	33	1.0	3.8	0.26	0.26	+
2 / 06	11	36	0.64	1.1			нет (no)

Обозначения: P – встречаемость, %; M – средняя численность паразитов, экз.; D – дисперсия средней численности; *k* и *p* – оценки параметров НБР.

Designations: P – prevalence, %; M – mean, ind.; D – variance; *k* and *p* – estimations of NBD parameters.

стоверных различий (см. Рис. 1 и 4), что позволяет предположить сходный характер устойчивости хозяев к увеличению встречаемости обоих видов паразитов.

Однако в отличие от цестод для *H. mixtum* вариабельность значений параметра *p*, как это видно на рис. 4, не имела выраженной связи со встречаемостью (P), что подтверждается недостоверным значением коэффициента детерминации. Иными словами, при росте зараженности полевки нематодами их приживаемость имеет лишь незначительный тренд в сторону снижения.

При анализе зависимости параметров *k* НБР от средней численности нематод (M) можно отметить, что агрегированность *k* при росте интенсивности заражения закономерно не меняется, полученные значения R^2 были недостоверны (Рис. 5). Эти особенности изменения значений *k*, по-видимому, связаны с тем, что интенсивность заражения не контролируется сопротивляемостью хозяев, и при наблюдаемых значениях варьирования индекса обилия хозяин не играет роли в регуляции численности как цестод, так и нематод. В то же время снижение параметра *p* является досто-

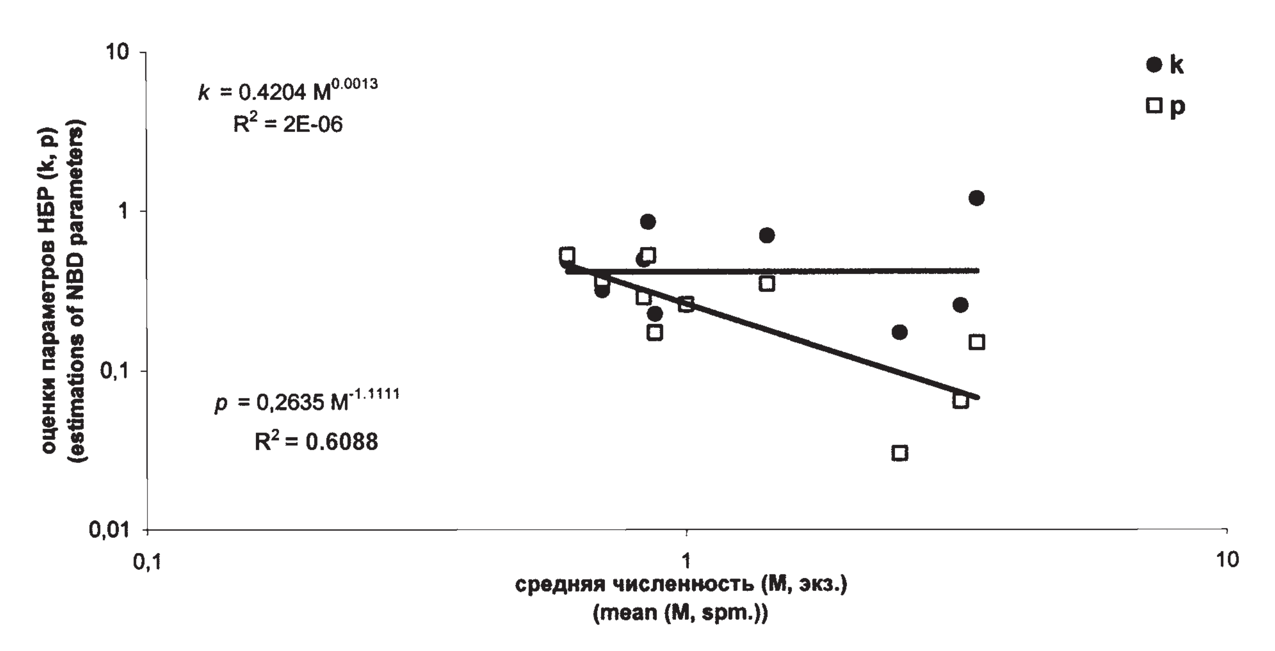


Рис. 5. Зависимость оценок параметров НБР (*k, p*) от средней численности (M) нематод *Heligmosomum mixtum*. Логарифмическая шкала.
Fig. 5. Dependence of the estimations of NBD parameters (*k, p*) on mean abundance (M) of nematode *Heligmosomum mixtum*. Logarithmic scale.

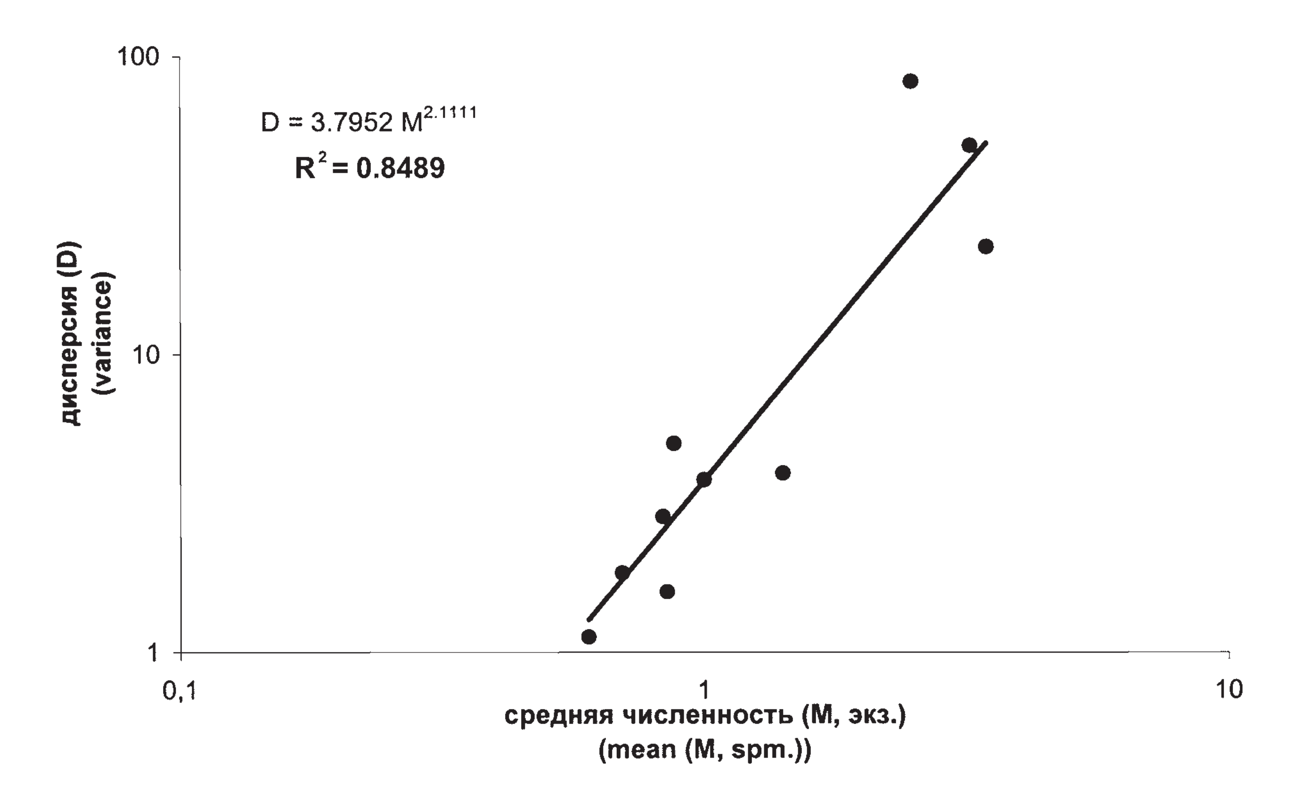


Рис. 6. Зависимость дисперсии (D) от средней численности (M) нематод *Heligmosomum mixtum*. Логарифмическая шкала.
Fig. 6. Dependence of variance (D) on mean abundance (M) of nematode *Heligmosomum mixtum*. Logarithmic scale.

верным, коэффициент детерминации R^2 равнялся 0.609 (см. рис. 5), а обратная связь показателя *p* со средней численностью указывает на снижение приживаемости нематод при увеличении средней интенсивности заражения. Кроме того, следует отметить и различия коэффициентов регрессии (или углов наклона прямых) параметра *p* для этих паразитов (см. Рис. 2 и 5), указывающих на разный характер реакции паразитов при росте интенсивности заражения.

Учитывая сказанное, в тех случаях, когда распределение нематод в популяции рыжей полевки моделировалось НБР, мы можем характеризовать систему «паразит–хозяин» как устойчивую. Это подтверждается наличием достоверной связи между дисперсией и средней численностью нематод (Рис. 6), где показатель степени *b* регрессионного уравнения равняется 2.11, т. е. имеет значение, близкое к 2, характеризуя тем самым устойчивость популяций нематод и рыжей полевки. В те годы, когда не было установлено согласования распределения численности нематод в популяции хозяина с законом НБР (см. Табл. 2), коэффициент регрессии (*b*) дисперсии и средней численности имел значения, равные 0.86 (при $R^2 = 0.796$), что и свидетельствует о неустойчивости паразито-хозяинных отношений популяций нематод в эти годы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В современной литературе существует много примеров моделирования динамики паразитарного заражения, которые основываются на использовании понятий агрегированного распределения и свидетельствуют о том, что именно гетерогенность хозяев по восприимчивости к заражению является условием формирования перерассеянного распределения паразитов в популяции (Anderson and May 1978; May and Anderson 1978; Kennedy 1984; Иешко 1988; Roberts 1995).

Следует отметить, что большинство моделей распределения численности паразитов было получено, базируясь на экспериментальных заражениях, когда удавалось контролировать условия и дозу заражения или гетерогенность хозяев (возраст, пол и др.). Сравнительно небольшое количество работ посвящено моделированию заражения паразитами природных популяций животных. В этой связи наша работа по изучению многолетней динамики численности и характера распределения *D. diaphana* в популяции обыкновенной бурозубки и *H. mixtum* – паразитов рыжей полевки – показывает возможность использования имеющихся данных для моделирования заражения и интерпретации параметров НБР. Основной вывод состоит в том, что именно НБР является моделью, описывающей взаимодействие в системе «паразит–хозяин», в случае устойчивого характера взаимодействия видов.

Существующие природные паразитарные системы устойчивы, и важным условием этого служит тот факт, что заражение паразитом не направлено на выработку генетически закрепленной резистентности хозяев к паразиту. Заражение определенным количеством паразитов является результатом действия двух разнонаправленных факторов, формально определяемых как сопротивляемость хозяина и приживаемость паразита. В этой связи, как показали наши исследования, оценки параметров *k* и *p* НБР могут быть использованы как показатели, отражающие динамику взаимодействия в системе «паразит–хозяин». При этом *k* характеризует изменения заражения хозяина, связанные с различиями в индивидуальной устойчивости, силе иммунных реакций хозяев, а *p* определяет успех размножения или приживаемости паразитов. По нашему мнению, проведение подобных исследований имеет хорошие перспективы в развитии понимания природы паразитизма, его места и роли в существовании и динамике сообществ.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке ФЦП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям научно-технологического комплекса России на 2007-2012 годы» (№ 02.512.11.2171) и гранта Президента Российской Федерации для поддержки молодых российских ученых (проект № МК-5496.2006.04).

ЛИТЕРАТУРА

Аниканова В.С., Бугмырин С.В. и Иешко Е.П. 2007. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих. Карельский научный центр РАН, Петрозаводск, 145 с.

Бреев К.А. 1972. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов. Методы паразитологических исследований. Наука, Ленинград, 70 с.

Иешко Е.П. 1988. Популяционная биология гельминтов рыб. Наука, Ленинград, 118 с.

Контримавичус В.Л. 1982. Современные проблемы экологической паразитологии. *Журнал общей биологии,* **43**: 764–774.

Павлов Ю.Л. и Иешко Е.П. 1986. Модель распределения численности паразитов. *Доклады Академии наук СССР,* **289**: 746–748.

Anderson R.M. and May R.M. 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions. I. Regulatory processes. *Journal of Animal Ecology,* **47**: 219–247.

Anderson R.M., Whitefield P.J. and Dobson A.P. 1978. Experimental studies of infection dynamics: infection of the definitive host by cercaria of *Transversotrema patialense*. *Parasitology*, **77**: 189–200.

Behnke J.M., Lewis J.W., Mohd Zain S.N. and Gilbert F.S. 1999. Helminth infections in *Apodemus sylvaticus* in southern England: interactive effects of host-age, sex and year on prevalence and abundance of infections. *Journal of Helminthology*, **73**: 31–44.

Bradly D. J. 1972. Regulation of parasite population: a general theory of the epidemiology and control of parasitic infections. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene,* **66**: 697–708.

Brunner J.L. and Ostfeld R.S. 2008. Multiple causes of variable tick burdens on small mammal hosts. *Ecology,* **89**: 2259–2272.

Crofton H.D. 1971a. A quantitative approach to parasitism. *Parasitology,* **62**: 179–194.

Crofton H.D. 1971b. A model of host-parasite relationships. *Parasitology,* **63**: 343–364.

Haukisalmi V. 1986. Frequency distributions of helminthes in microtine rodents in Finnish Lapland. *Annales Zooogici Fennici,* **23**: 141–150.

Jourdane J. 1975. Variations biogéographiques des hotes intermédiares dans les cycles d' Hymenolepis (Cestoda) Parasites de Soricides. *Acta Parasitologica Polonica,* **23**: 247–251.

Kennedy C.R. 1984. The use of frequency distributions in an attempt to direct host mortality induced by infections of diplostomatid metacercaria. *Parasitology.* **89**: 209–220.

Kisielewska K. 1961. Circulation of tapeworms of *Sorex araneus* L. in biocenosis of Bialoweza National Park. *Acta Parasitologica Polonica,* **9**: 331–396.

May R.M. and Anderson R.M. 1978. Regulation and Stability of host-parasite population interactions. II. Destabilizing processes. *Journal of Animal Ecology,* **47**: 249–267.

Ribas A. and Casanova J.C. 2005. Helminths of *Talpa europaea* (Insectivora, Talpidae) in southwestern Europe. *Acta Parasitologica*, **50**: 161–167.

Roberts M.G. 1995. A pocket guide to host-parasite models. *Parasitology Today,* **11:** 172–177.

Rozsa L., Reiczigel J. and Majoros G. 2000. Quantifying parasites in samples of hosts. *Journal of Parasitology*, **86**: 228–232.

Stear M.J., Lesley F., Giles T.I., Lisa M., Kerry R. and Matthews L. 2007. The dynamic influence of genetic variation on the susceptibility of sheep to gastrointestinal nematode infection. *Journal of the Royal Society Interface,* **4**: 767–776.

Taylor L.R. 1961. Aggregation, variance and the mean. *Nature*, **189**: 732–735.

Tallis G.M. and Leyton M. 1966. A stochastic approach to study of parasite populations. *Journal of Theoretical Biology,* **13**: 251–260.

Vaucher C. 1971. Les Cestodes parasites des Soricidae d'Europe Etude anatomique, revision taxonomique et biologie. *Revue Suisse de Zoologie,* **78**: 1–113.

Представлена 18 февраля 2009; принята 1 июня 2009.